



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

DIVERSIDAD DE BROMELIAS EPÍFITAS EN TRES
AMBIENTES CONTRASTANTES DE UNA SELVA MEDIANA
SUBCADUCIFOLIA DEL SUR DE MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGA

P R E S E N T A:

JOAN CECILIA GUTIÉRREZ HUERTA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ELOY SOLANO CAMACHO

UNIDAD DE INVESTIGACIÓN EN SISTEMÁTICA

VEGETAL Y SUELO

PROYECTO APOYADO POR DGAPA-PAPIIT IN 216813



MÉXICO, D. F., ABRIL DE 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DEDICATORIA

A mis padres: María Elena Huerta Avilés y Gerardo Gutiérrez Gutiérrez, por darme la vida, por todo su apoyo, sus cuidados, enseñanzas y sobre todo, su amor, los admiro y los amo.

A mis hermanitas hermosas: Jessica Analhí, Gabriela y Daniela. Son mi luz e inspiración.

A mi "generalita" y bisabuelita juanita a quien jamás olvidaré. Mi amada mamá cholita (mi abuelita Soledad) que es mi más grande ejemplo de vida, que Dios la tenga en su santa gloria. Mis abuelitos María y Roberto (mi kika y mi papá beto) por la infancia tan feliz que viví a su lado, en paz descansen, los amo.

A todos mis tíos y tías, primos y primas, por su compañía, alegrías y consejos compartidos, en particular a mis tíos Teresa Huerta y Joel Rivera, por todo su apoyo, su oído y su cariño y a mi prima Lizbeth que es como otra hermana para mí.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por ser mi segunda casa, e impulsarme durante mi educación y desarrollo profesional.

A DGAPA-PAPIIT convenio IN216813 por su apoyo económico para la realización de esta tesis.

Al Dr. Eloy Solano Camacho, director de esta tesis, gracias por su sabiduría, conocimientos y paciencia.

Al Maestro Ramiro Ríos Gómez por su apoyo durante la realización de esta tesis, definitivamente no lo habría logrado sin usted, todo mi respeto, admiración y gratitud.

Al Dr. Adolfo Espejo Serna por su valioso aporte de conocimientos para la determinación de las bromelias epífitas, su amabilidad y buen trato.

Al Dr. Ezequiel Hernández Pérez por el tiempo, esfuerzo y conocimiento invertidos en la realización de esta tesis.

A la Dra. Alejandrina Graciela Ávila Ortiz y la M. en C. Bárbara Susana Luna Rosales por sus observaciones y correcciones.

A mis amados amigos: Kata, chucho, Gokú, Ángel, Suluay, César, Dafne, Mau, José Alberto, Cristian, Irvo, Yukio, mueble y Yasmin, porque su presencia en mi vida ha sido muy significativa y me han apoyado en momentos muy especiales e importantes, sin ustedes no sería la misma.

A mis compañeros y amigos del herbario FEZA, particularmente a Pamela, Jaime, Miguel, Merari, Magdalena, Aminta, Fernanda, Fernando, Eliseo y Fany, por su ayuda en las recolectas en campo y su apoyo para realizar este trabajo.

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	
I INTRODUCCIÓN	2
II ANTECEDENTES	4
III HIPÓTESIS	12
IV OBJETIVOS	12
V ÁREA DE ESTUDIO.....	13
VI MÉTODO	15
VII RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	18
7.1 Riqueza de árboles y forofitos	18
7.2 Diversidad de bromelias epífitas en los forofitos	21
7.3 Curva de acumulación de especies de bromelias epífitas	22
7.4 Diversidad beta entre forofitos.....	23
7.5 Diversidad alfa de bromelias epífitas entre ambientes	23
7.6 Diversidad beta entre ambientes	26
7.7 Distribución y riqueza vertical de bromelias epífitas	27
7.8 Relación entre bromelias epífitas y forofitos	30
VIII CONCLUSIONES.....	33
IX BIBLIOGRAFÍA CITADA	34
Referencias electrónicas:.....	43
APÉNDICE	44

FIGURAS

Pág.

Fig. 1. Localización del área de estudio en el municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.....	14
2. Zonas de Johansson donde se ubicaron las especies de bromelias epífitas de la selva mediana subcaducifolia.....	16
3. Número de individuos por especie de los árboles y forofitos más abundantes dentro de la selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.....	19
4. Curva de acumulación de especies de bromelias epífitas de una selva mediana subcaducifolia en Putla, Villa de Guerrero, Oaxaca.....	23
5. Riqueza de bromelias epífitas en los tres ambientes estudiados de una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.....	25
6. Porcentaje de bromelias epífitas distribuidas en cada ambiente muestreado de una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.....	25
7. Análisis no métrico multidimensional (NMDS) de especies de bromeliáceas epífitas en una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.....	27
8. Distribución y riqueza de especies de bromelias epífitas en las zonas de Johansson en que se dividieron los forofitos de la selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.....	28

CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Especies de árboles y forofitos registrados en una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.	20
2. Comparación de diversidad alfa observada y alfa estimada con la ecuación de Clench entre forofitos	24
3. Valores de frecuencias observadas en campo y estimadas para cada especie de bromelia epífita registrada. El valor residual indica la preferencia, limitación o neutralidad de las especies de bromelias epífitas por las distintas zonas de Johansson	29
4. Relación entre bromelias epífitas y forofitos, determinada con el valor residual estandarizado de χ^2	31

RESUMEN

Se comparó la diversidad de bromelias epífitas en tres ambientes de una selva mediana subcaducifolia: vegetación riparia, potreros y fragmentos de selva localizados en el municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. Se registraron nueve especies de bromelias epífitas pertenecientes a cuatro géneros, el más representativo es *Tillandsia*. Se inventariaron 45 especies de árboles correspondientes a 39 géneros y 27 familias, de las cuales 35 especies son forofitos de bromelias epífitas. La curva de acumulación de especies indica que el esfuerzo de muestreo es suficiente. Para el muestreo de forofitos y bromelias epífitas se trazaron seis transectos de 2x100 m en vegetación riparia y potreros respectivamente, y tres cuadrantes de 20x20 m en fragmentos de selva, que cubrieron un área de 3600 m². En cada sitio de muestreo se registraron las especies de árboles y forofitos, así como los individuos y especies de bromelias epífitas.

Existe una correlación positiva entre el tamaño de los forofitos y la diversidad de bromelias epífitas. La preferencia está en función de la especie de forofito, relacionada con su tamaño. El análisis de disimilitud muestra que el recambio de especies entre forofitos es bajo. El recambio de especies es mínimo entre potrero y vegetación riparia. La composición de las especies de bromelias varía considerablemente entre los fragmentos de selva y los otros dos ambientes.

El análisis no métrico multidimensional muestra que no hay relación entre la diversidad y la distancia a los cuerpos de agua. En relación con la distribución vertical, la mayoría de las especies se localizan en las zonas IV y V, correspondientes al dosel.

En estas selvas estudiadas las condiciones más secas y aisladas favorecen el establecimiento de éstas plantas. Se recomienda la conservación de la vegetación riparia y los árboles aislados de los potreros o los que se utilizan como cercas vivas. Se inventarió un nuevo registro de Bromeliaceae, *Pitcairnia wendlandii*, para Oaxaca, que en la zona estudiada no se comporta como epífita.

I INTRODUCCIÓN

El término biodiversidad se refiere a la variabilidad de organismos vivos e incluye los siguientes niveles de organización biológica: genes, individuos, poblaciones y ecosistemas, así como los complejos ecológicos de los que forman parte. También circunscribe valores sociales, económicos, científicos, educativos, culturales, recreativos y estéticos. La diversidad biológica es importante para comprender la evolución orgánica y para el mantenimiento y conservación de los ecosistemas necesarios para la vida (Anónimo, 1992).

La alta diversidad biológica en México se debe a su ubicación en la zona de transición entre los reinos biogeográficos, Neártico y Neotropical, a una agreste topografía, producto de una historia geológica compleja, suelos muy variados y a la presencia de la mayoría de los climas que se han descrito en el nivel mundial (González, 2004). Según Mittermeier (1988), ocupa el cuarto lugar entre los 12 países más biodiversos del mundo, alberga entre el 10 y el 12% de la biota mundial. Tan solo de plantas vasculares contiene de 20 244 a 30 000 especies (Espejo, 2012; Villaseñor, 2003). Esta biodiversidad aumenta de norte a sur, siendo los estados más diversos, Oaxaca, Chiapas y Veracruz (Mora-Ambriz y Fuentes-Moreno, 2006).

García-Mendoza (2004) indica que el estado de Oaxaca es el más biodiverso del país, contiene 4543 especies de animales, entre vertebrados e invertebrados y 8431 taxa de plantas vasculares. García-Mendoza y Meave, (2011) señalan 9362 especies de plantas, incluidos los musgos; entre ellas destacan las monocotiledóneas con 1959 especies y 15 taxa infraespecíficos, de éstos, entre 155 y 193 especies son endémicas de Oaxaca, que representan el 78.8% de las monocotiledóneas del país (García-Mendoza, 2004; Espejo, 2012) y el 2.8% de las descritas en el mundo, si consideramos que se reconocen 69 323 especies (Joppa *et al.*, 2010).

Dentro de las monocotiledóneas por su importancia ecológica, cultural y económica, sobresalen las bromeliáceas. La mayoría de las especies pertenecientes a esta familia son epífitas o viven en ambientes terrestres xéricos (Benzing, 2000). Las epífitas crecen y se desarrollan en los microhábitats más secos de los bosques mesófilos y las selvas, entre ellas las medianas subcaducifolias.

La fragmentación y deforestación de las selvas medianas subcaducifolias en el sur del país está provocando pérdida de especies, sobre todo, por el cambio de uso de suelo, al transformar estas comunidades vegetales en cafetales y potreros. Con base en lo anterior es necesario conocer la diversidad de bromeliáceas en ambientes perturbados de las selvas medianas subcaducifolias y proporcionar datos útiles para su conservación. Además, este estudio contribuirá al conocimiento florístico del estado de Oaxaca en particular y de México en general.

II ANTECEDENTES

El término biodiversidad fue acuñado por Walter Rosen en 1986 durante el Foro Nacional sobre la Diversidad Biológica, celebrado en Estados Unidos de América, dos años después, Edward Wilson coordinó la edición del libro *Biodiversity* (1988), donde se compilan los trabajos presentados en este foro (García-Mendoza, *et al.*, 2004). Esta biodiversidad no se distribuye de manera homogénea sobre la faz de la Tierra, existen áreas con mayor diversidad, denominadas *hotspots* (Myers, 1988). Se reconocen 34 de estas zonas, localizadas principalmente en las regiones tropicales del mundo, y cubren aproximadamente el 2.3% de la superficie terrestre. Son áreas que han perdido el 70% de su vegetación original debido a la fragmentación de su hábitat. Además, contienen aproximadamente el 40% de la diversidad global, incluyendo casi la mitad de las especies de plantas vasculares descritas (Myers *et al.*, 2000), de éstas, más del 50% son especies endémicas de los *hotspots*
(http://www.conservation.org/where/priority_areas/hotspots/Pages/hotspots_main.aspx).

En México se localizan tres *hotspots*, denominados Mesoamérica, Provincia Florística de California y Bosques Madreños de Pino-Encino. Mesoamérica es el tercer *hotspot* más grande del mundo. Sus especies endémicas incluyen quetzales (*Pharomachrus mocinno*), monos aulladores (*Alouatta seniculus*), y 17 000 especies de plantas. La región es también un corredor para muchas especies de aves neotropicales migratorias. La Provincia Florística de California es una zona con clima mediterráneo y contiene una gran cantidad de especies endémicas de plantas. Es el hábitat de la secuoya gigante (*Sequoiadendron giganteum*). Esta región tiene un grupo de especies endémicas amenazadas, como la rata canguro gigante (*Dipodomys insularis*). Su mayor superficie se localiza en el oeste de los Estados Unidos de América, con una pequeña porción en el norte de la Península de Baja California, México. Los Bosques Madreños de Pino-Encino, se localizan en las partes más elevadas de la Sierra Madre Occidental y el Eje Neovolcánico

Transversal, con una pequeña porción en el sur de Estados Unidos de América y las cimas aisladas de Baja California. Este *hotspot* contiene la cuarta parte de las especies de plantas mexicanas descritas, muchas de ellas endémicas (http://www.conservation.org/where/priority_areas/hotspots/north_central_america/Pages/north_central_america.aspx). En estos *hotspots* se distribuyen casi todos los tipos de vegetación registrados para el país, entre ellos, la selva mediana subcaducifolia.

En México la selva mediana subcaducifolia o bosque tropical subcaducifolio, se distribuye principalmente sobre planicies y declives bajos de la vertiente del Pacífico, desde el sur de Sinaloa hasta Chiapas, con algunas porciones en los estados de Yucatán y Veracruz (Miranda y Hernández X, 1963; Rzedowski, 2006). En este tipo de vegetación del 50 al 75% de los árboles de mayor altura que lo conforman, pierden su follaje en la época seca del año (Challenger, 1998). Se desarrolla en áreas con una temperatura media anual entre 20 y 28° C y precipitación con promedio anual de 1000 a 1600 mm, en climas Aw, Am, Af, Cfa y Cfb (Miranda y Hernández X, 1963; Rzedowski, 2006).

La selva mediana subcaducifolia es una comunidad densa y cerrada, con árboles cuya altura varía de 15 a 40 m, donde predominan los géneros: *Achras*, *Andira*, *Brosimum*, *Bursera*, *Enterolobium*, *Ficus*, *Hymenaea* y *Trichilia*, entre otros. Las epífitas en este tipo de vegetación no son tan abundantes como en la selva alta perennifolia, donde son frecuentes las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Araceae. En el estado de Oaxaca la selva mediana subcaducifolia cubre grandes porciones de la vertiente del Pacífico, desde los límites con Guerrero hasta Puerto Ángel, con una época de sequía marcada de cinco a ocho meses y temperatura media anual superior a 20 °C. Algunas especies características son: *Brosimum alicastrum*, *Bumelia persimilis* y *Enterolobium cyclocarpum*; otras especies acompañantes son: *Andira inermis*, *Bursera simaruba*, *Ceiba pentandra*, *Hymenaea courbaril* y *Lafoensia puniceaefolia* (Flores-Martínez y Manzanero Medina, 1999).

Las selvas medianas subcaducifolias presentan un ambiente con un fuerte estrés hídrico por efecto de la fuerte radiación solar, precipitación escasa y marcadamente estacional, poca capacidad de retención del agua por los suelos que suelen ser poco profundos y rocosos, aunados a la prolongada temporada de sequía, la evaporación del agua del suelo y la evapotranspiración (Challenger, 1998). La reducción del área de las selvas por fragmentación, el cambio de uso de suelo y el cambio climático, influyen en la pérdida de biodiversidad, sobre todo en las plantas con hábito epífita (Cach-Pérez, *et al.*, 2014).

Las plantas epífitas pasan al menos una parte de su ciclo de vida sobre otro vegetal, denominado forofito. Su nombre proviene del griego *epi* que significa “sobre”, y *phyte*, “planta”. El forofito funciona sólo como soporte, ocasionalmente la abundancia de epífitas puede provocar el desprendimiento de las ramas. Una epífita difiere de una planta parásita en que esta última obtiene agua y nutrimentos del hospedero (Benzing, 1990; Granados-Sánchez, *et al.*, 2003).

Se han propuesto diversas clasificaciones para las plantas epífitas, una de las más aceptadas se refiere principalmente al desarrollo y establecimiento de las mismas en los forofitos, haciendo una distinción entre las epífitas obligadas, también conocidas como holoepífitas, epífitas típicas o verdaderas que pasan su ciclo de vida completo sin estar en contacto con el suelo; las epífitas accidentales, son aquellas especies terrestres que ocasionalmente se encuentran sobre un forofito; las epífitas facultativas pueden completar su ciclo de vida en el suelo o sobre otra planta; las hemiepífitas aunque crecen sobre un forofito, tienen conexión con el suelo en por lo menos una parte de su ciclo de vida, y éstas a su vez se clasifican en dos grupos, las hemiepífitas primarias que inician su ciclo de vida sobre un forofito y luego producen raíces que alcanzan el suelo, y las hemiepífitas secundarias que inician su ciclo de vida en el suelo y luego crecen sobre el forofito, éstas también son conocidas como pseudoepífitas o deuteroepífitas (Ceja-Romero *et al.* 2008), aunque recientemente Zotz (2013) considera las hemiepífitas como un solo grupo, sin dividir las en primarias o secundarias.

Las epífitas han evolucionado para subsistir en ambientes de alta competencia como las selvas, por lo tanto presentan modificaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas, que les permiten satisfacer sus necesidades metabólicas para favorecer su éxito reproductivo, esto les ha permitido colonizar nichos ecológicos específicos en una gran diversidad de hábitats (Ceja- Romero, *et al.* 2008). Las adaptaciones morfofisiológicas de las epifitas dependen mucho de las características del forofito como su forma biológica, altura, textura de la corteza, arquitectura del follaje y su condición perenne o caducifolia, además de los factores ambientales donde se distribuyen (Granados-Sánchez, *et al.*, 2003).

Por lo que se refiere a las modificaciones morfológicas, una de las más comunes entre las epífitas, para satisfacer sus necesidades de agua y nutrimentos, es la disposición de sus hojas en forma de roseta basal o tanque, característica de bromelias, orquídeas y helechos. Otra estrategia para almacenar agua es el desarrollo de succulencia en hojas y tallos (Granados-Sánchez *et al.*, 2003; Ceja- Romero, *et al.* 2008).

Algunas epífitas desarrollan en sus hojas y tallos cavidades llamadas domacios, donde albergan una gran cantidad de insectos, estas estructuras contribuyen en la nutrición de estas plantas vía pared celular, al tomar el nitrógeno de los desechos que los insectos depositan en estas cavidades (Ceja-Romero *et al.*, 2008).

Las modificaciones anatómicas que presentan las epífitas son variadas, una que les ayuda a evitar la pérdida de agua es el desarrollo de una cutícula gruesa, que forma una barrera impermeable para cubrir los otros tejidos y evitar la evapotranspiración del agua regulada por los estomas (Granados-Sánchez *et al.*, 2003; Ceja-Romero, *et al.* 2008; Cach-Pérez *et al.*, 2014). Los derivados epidérmicos como tricomas, escamas y papilas, entre otros, comunes en helechos y bromelias, son importantes, no sólo en la captación sino en la retención del agua, razón por la cual llegan a ser muy complejas en forma y función, además

reflejan la luz protegiendo el ADN y las defienden de los herbívoros (Ceja-Romero, *et al.* 2008).

Las bromelias epífitas poseen también una estructura foliar de células muertas o indumento, el cual retiene el agua de escorrentía de las hojas. Otro mecanismo al que recurren estas plantas es conocido como “consumo redundante”, que consiste en absorber más nutrientes de los que se necesitan para obtener reservas energéticas en tiempos de escasez (Carranza-Quiceno y Estévez-Varón, 2008).

Algunas epífitas han desarrollado un tejido especializado llamado velamen que cubre sus raíces. Además en estas plantas que desarrollan órganos suculentos y en las poiquilohídricas, es común encontrar tejidos como la hipodermis y el parénquima acuífero, cuya función principal es almacenar agua para evitar el colapso de las plantas durante periodos de sequía (Ceja-Romero *et al.* 2008).

La modificación fisiológica más común en este tipo de plantas es el desarrollo de metabolismo ácido crasuláceo (CAM por sus siglas en inglés) que les permiten abrir sus estomas por la noche, evitando la pérdida excesiva de agua. Otra adaptación es la presencia de micorrizas (Ceja-Romero *et al.* 2008).

Además de estas modificaciones, han experimentado cambios relacionados con su reproducción. La evolución de los mecanismos de dispersión de las epífitas se relaciona con la necesidad de sus semillas o esporas, por alcanzar la superficie de los forofitos para poder germinar. Gran número de sus estructuras de dispersión son muy pequeñas, o tienen modificaciones que les permiten tener una dispersión anemócora. También, algunas epífitas producen bayas carnosas y coloridas, o cápsulas con semillas ariladas que atraen a las aves para que dispersen sus semillas al alimentarse (Ceja-Romero, *et al.* 2008).

Entre las angiospermas, algunas familias de monocotiledóneas, entre ellas, Orchidaceae, Bromeliaceae y Araceae; contienen el mayor número de taxa

epífitos, mientras que, en las Pteridofitas, cerca del 29% de sus especies presentan este hábito (Kress, 1986). Las epífitas son mucho más diversas en el Neotrópico que en Asia o en África tropical (Madison, 1977), esto se debe en parte a que dos familias, Bromeliaceae y Cactaceae, cuya proporción de miembros epífitos es muy alta, se encuentran básicamente restringidas al Nuevo Mundo (Zotz y Andrade, 2002).

Tienen una gran importancia debido a su diversidad, se han estimado alrededor de 30 000 especies. En los bosques tropicales conforman del 10% al 25% de todas las especies de plantas vasculares, y pueden llegar a constituir el 50% de la biomasa foliar (Sutton *et al.*, 1983; Cach-Pérez, *et al.*, 2014).

Un factor que influye en la diversidad de plantas epífitas es su distribución y crecimiento dentro de los forofitos, éstos representan un hábitat verticalmente ordenado desde la base hasta la copa, según las zonas propuestas por Johansson (1974), con distintas condiciones microclimáticas en cada una de ellas (Nieder *et al.*, 1999; Acebey y Krömer, 2001). Las epífitas son más abundantes en forofitos muy ramificados, con ramas horizontales y grandes copas (Sugden y Robins, 1979), además se ha señalado que puede existir especificidad por algún forofito, relacionada con sus características como edad, hábito y tipo de corteza (Johansson, 1974; Benzing 1990). Nieder *et al.* (2000) indican que las epífitas presentan patrones de distribución relacionadas con sus modificaciones adaptativas para diversos microclimas presentes en los forofitos y son similares dentro de los diversos grupos de taxa epífitos.

La diversidad de epífitas vasculares en las selvas medianas subcaducifolias de México ha sido poco estudiada, particularmente las especies de Bromeliaceae, aunque se han realizado estudios sobre epífitas en general en ecosistemas con ambientes tropicales y boscosos de la República Mexicana (Mondragón *et al.*, 2006; Alanís-Méndez *et al.*, 2007; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008), Camerún (Zapfack y Engwald, 2008), Guyana Sudamérica (Ter Steege y Cornelissen, 1989). En estos estudios se menciona que la riqueza de Bromeliaceae epífitas es

menor a diez especies, y en todos se enfatiza en la necesidad de seguir investigando su diversidad y distribución en ambientes fragmentados.

Bromeliaceae dentro de las monocotiledóneas sobresale por su importancia biológica y económica, contiene aproximadamente 56 géneros y 3086 especies (Luther, 2006), de estos géneros, 18 son exclusivamente epífitos. Las bromelias epífitas tienen una distribución predominantemente neotropical (Gentry y Dodson, 1987). Para México se han registrado entre 18 y 23 géneros, y de 326 a 400 especies (Espejo y López-Ferrari, 1994, 1998; Espejo *et al.*, 2004; Espejo, 2012). Según García-Mendoza y Meave (2011), en el estado de Oaxaca se han inventariado 189 especies de bromeliáceas, con 36 endémicas y el género más diverso es *Tillandsia* con 123 especies.

La familia Bromeliaceae ha sido tradicionalmente dividida en tres subfamilias: Bromelioideae, Pitcairnioideae y Tillandsioideae (Benzing, 1980). Son plantas perennes, generalmente herbáceas, terrestres, rupícolas o epífitas; lepidotas, a veces glabrescentes o glabras; hojas polísticas u ocasionalmente dísticas, generalmente dispuestas en una roseta basal, a veces terminal, o rara vez distribuidas a lo largo del tallo, simples, enteras, serradas o espinosas, paralelinervias, con una vaina basal; inflorescencia pedunculada u ocasionalmente sésil, paniculada, racemosa, espigada o capitada, generalmente con brácteas conspicuas y coloridas, o bien las flores solitarias; flores trímeras, heteroclamídeas, actinomorfas, a veces zigomorfas, por lo general hermafroditas, rara vez unisexuales, o funcionalmente unisexuales; sépalos y pétalos, libres o connados; estambres seis, dispuestos en dos series; filamentos libres, o unidos entre sí, o adnados a los pétalos; anteras dorsifijas, basifijas, subbasifijas o versátiles, con dehiscencia longitudinal; ovario súpero, ínfero o semiínfero, tricarpelar, trilocular; óvulos numerosos, placentación axilar; fruto en forma de cápsula o baya; semillas aladas, bicaudadas, comosas o plumosas (McVaugh, 1989; Espejo *et al.*, 2010).

Desde el punto de vista ecológico, las bromelias son importantes ya que sus hojas agrupadas en roseta forman tanques donde almacenan agua y desarrollan diferentes microclimas, que funcionan como nichos ecológicos para la supervivencia de: bacterias, protozoos, algas, hongos, musgos, plantas vasculares, invertebrados y algunos vertebrados. Por lo tanto, las bromelias son la base para la conformación de cadenas tróficas complejas (Laessle, 1961; Reitz, 1983; Moreira y Cruz-Barros, 2006). Además, esta familia de plantas tiene principalmente polinización zoófila, que implica el desarrollo de atributos florales especializados producto de la coevolución entre las bromelias, y sus principales polinizadores, ya sean aves, murciélagos o insectos (Carranza-Quiceno y Estévez-Varón, 2008).

Las bromelias también tienen importancia económica, ya que un 74% de sus especies se usan como forraje, ornamentales o medicinales (Villa, 2007). Algunas especies como la piña (*Ananas comosus*), el timbiriche (*Bromelia karatas*) y *Aechmea magdalenae*, producen frutos comestibles. Entre las especies silvestres que se usan como ceremoniales y ornamentales, se encuentra el heno (*Tillandsia usneoides*), que representa una fuente de ingresos para muchas comunidades, o forma parte fundamental de la economía de algunos estados mexicanos como Veracruz y Oaxaca (Espejo *et al.*, 2005). Para su venta como plantas ornamentales, las tillandsias grises son cultivadas por coleccionistas en muchas partes del mundo (Rauh, 1990). Además, estas plantas son de interés en la medicina tradicional. Algunas de sus especies son usadas por diversos grupos étnicos para el tratamiento de la bronquitis, el asma, la tos y el dolor de cabeza (Ramírez-Morillo *et al.* 2004).

III HIPÓTESIS

La diversidad de bromelias epífitas será diferente en cada ambiente estudiado: selva mediana subcaducifolia ribereña, potreros y fragmentos de selva. La mayor diversidad, se registrará en los forofitos localizados en los ambientes más secos, alejados de la vegetación riparia. En relación con la distribución vertical de las epífitas, la mayor diversidad se presentará en las zonas de los forofitos con ramificaciones primarias y secundarias.

IV OBJETIVOS

GENERAL

Analizar la riqueza y diversidad de bromelias epífitas en tres ambientes contrastantes de selva mediana subcaducifolia: vegetación riparia, potreros y fragmentos de selva.

PARTICULARES

Reconocer las especies de bromelias epífitas en los tres ambientes contrastantes de selva mediana subcaducifolia.

Catalogar las especies de forofitos en los tres ambientes contrastantes.

Analizar la riqueza y la diversidad beta de bromelias epífitas en los tres ambientes.

Explicar la distribución vertical de las bromelias epífitas en sus respectivos forofitos.

V **ÁREA DE ESTUDIO**

La zona de estudio se localiza en el distrito de Putla, Oaxaca, municipio de Putla Villa de Guerrero, ubicado al suroeste del estado, sobre la Sierra Madre del Sur, en el extremo oeste del estado de Oaxaca y en los límites con el estado de Guerrero. Está conformado por un territorio principal y un área separada por el municipio de San Andrés Cabecera Nueva, tiene una extensión de 884.15 km² que equivalen al 0.92% del territorio estatal. Las coordenadas geográficas extremas del territorio principal son 16° 45' - 17° 13' de latitud norte y 97° 43' - 98° 07' de longitud oeste, su altitud fluctúa entre los 400 y 2800 metros. Limita al noroeste con Constanza del Rosario y Santiago Juxtlahuaca, al norte San Martín Itunyoso, al noreste con el municipio Heroica Ciudad de Tlaxiaco, al este Santo Tomás Ocotepec, Santa María Yuccuhiti y Santiago Nuyoó, al sureste con Santa Lucía Monteverde, al sur con San Andrés Cabecera Nueva y al suroeste con Mesones Hidalgo; al extremo oeste limita con el estado de Guerrero, en particular con el municipio de Xochistlahuaca (http://es.wikipedia.org/wiki/Anexo:Municipios_de_Oaxaca).

La cabecera del municipio se encuentra enclavada en un valle que está conformado por planicies y pequeñas cañadas que forman los ríos y arroyos cercanos a la cabecera municipal, a este valle, Solano (1990) lo denominó Valle de Putla. Su clima es un cálido subhúmedo con lluvias en verano del tipo Aw, con una precipitación y temperatura media anuales de 2476 mm y 24.3 °C respectivamente, una época seca desde finales de octubre a principios de abril (Figura 1) (Solano, 1990).

En el valle se encuentran tres ríos permanentes, además de varios arroyos, algunos de ellos intermitentes. Estos ríos son: de la Cuchara que recorre la cabecera de distrito con dirección noreste-sureste, y los ríos de Copala y Purificación con dirección noroeste-sureste. Los tres ríos se unen en un gran cañón rodeado por sierras escarpadas para formar el río localmente conocido

como Grande, el cual posteriormente se une al Río Sordo, principal tributario del Río Verde que desemboca en la vertiente del Océano Pacífico, al noroeste de la Bahía de Chacahua (Solano, 1990). Predominan principalmente los fluvisoles eutrícos, formados por depósitos aluviales recientes, con textura limosa; regosoles eutrícos con textura arenosa; luvisoles crómicos típicos de zonas tropicales lluviosas, con textura limosa; cambisoles crómicos y eutrícos de textura limosa (INEGI, 1980).

En las riberas de los ríos y arroyos, y en las planicies cercanas a los mismos, se localizan fragmentos de selva mediana subcaducifolia. Estos fragmentos están mejor desarrollados a lo largo del Río Grande, en el área denominada Valle de Putla. Estas selvas sirven normalmente de sombra a cultivos de café, que desde las últimas dos décadas del siglo pasado, fueron abandonados debido a la depreciación en el mercado de este cultivo (Solano, 1990).

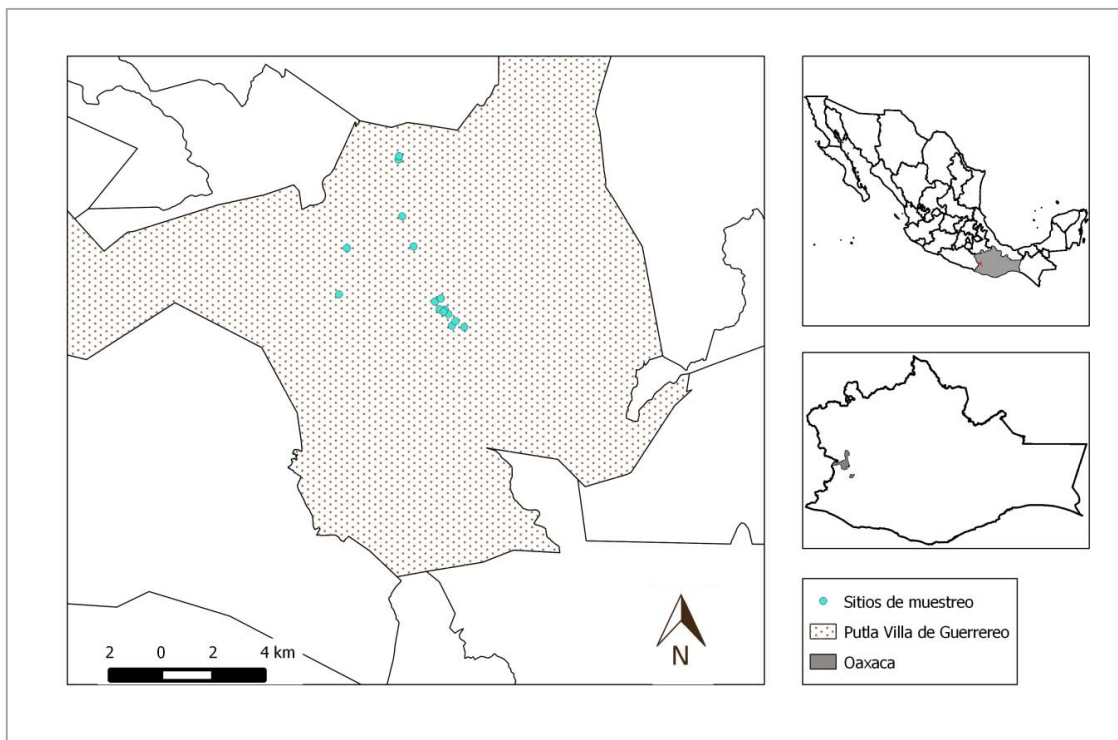


Fig. 1. Localización del área de estudio en el municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. Los puntos en azul representan los sitios de muestreo.

VI MÉTODO

Durante un año se realizaron salidas mensuales al área de estudio para el muestreo y recolecta de bromelias epífitas y sus forofitos en tres ambientes distintos de selva mediana subcaducifolia: vegetación riparia, potreros y fragmentos. En el hábitat ripario y en potreros se trazaron en distintas áreas, seis transectos de 2x100 m (0.1 ha por ambiente) y en los fragmentos de selva, tres cuadrantes de 20x20 m. En cada transecto y cuadrante se registraron las especies de árboles con DAP \geq 20 cm, además de su altura con un clinómetro marca BRUTON, modelo CM360LA. El ascenso a los forofitos se realizó mediante la técnica de una sola cuerda (Barker, 1997; Barker y Sutton 1997), y la observación a través de binoculares desde la superficie del suelo (Shaw y Bergstrom 1997, Gradstein *et al.*, 2003, Krömer *et al.*, 2007). En los casos en que la especie no fue reconocida taxonómicamente en campo, se recolectó y herborizó una muestra para su posterior determinación. En el caso de las bromelias epífitas, éstas fueron recolectadas, herborizadas y determinadas taxonómicamente, utilizando literatura especializada, además se cotejaron en las colecciones de MEXU y herbarios virtuales. Las especies con taxonomía difícil fueron revisadas o determinadas por un especialista. La correcta ortografía de los nombres científicos fue corroborada en la base Tropicos® del Missouri Botanical Garden (www.tropicos.org).

De acuerdo con Johansson (1974), los forofitos fueron divididos en cinco zonas: I parte basal del tronco (0-1 m), II de un metro a la primera ramificación, III parte basal de la copa, IV parte media de la copa y V parte superior de la copa (Figura 2). En cada una de estas zonas se indicaron las especies y el número de individuos de cada una de las bromelias epífitas.

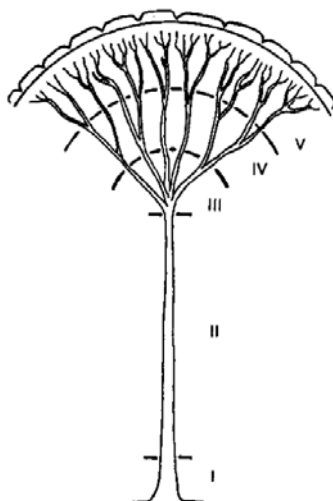


Fig. 2. Zonas de Johansson (1974), donde se ubicaron las especies de bromelias epífitas de la selva mediana subcaducifolia.

Para estimar la eficiencia del muestreo de bromelias epífitas, se construyó una curva de acumulación de especies mediante el programa EstimateS 6.0 (Colwell, 2000). Para elaborar la curva suavizada se utilizaron 500 permutaciones al azar. La curva suavizada se ajustó con el modelo de acumulación de especies de Clench con el programa STATISTICA12.

Para comparar la diversidad alfa entre los forofitos muestreados, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA), utilizando el tamaño del árbol (DAP) como covariable en la riqueza de especies. La falta de homocedasticidad en la riqueza (S) de cada árbol se resolvió mediante su transformación con la fórmula $\sqrt{S + 1}$ (Zar, 1996).

Para obtener y comparar la diversidad alfa de bromelias epífitas entre ambientes, se realizó una curva de acumulación de especies, donde los forofito fueron la unidad de muestreo. Para cada ambiente se calculó la diversidad alfa estimada con la ecuación de Clench:

$$E(S) = \frac{ax}{1+bx}$$

Donde:

x = número acumulativo de muestras

a = la ordenada al origen. Representa la tasa de incremento desde el inicio del muestreo.

b = pendiente de la curva.

Con los valores estimados y observados, se pudo comparar las diversidades de cada ambiente en forma equivalente.

La diversidad beta entre forofitos se estimó a partir de su disimilitud, con el recíproco del índice de similitud de Jaccard ($1-l_j$), basado en la abundancia de especies. Para establecer diferencias significativas, a los valores de disimilitud obtenidos se les aplicó un análisis de varianza (ANOVA). Con el fin de evitar pseudoréplicas, de cada forofito se calculó el promedio de disimilitud, y este valor se usó como variable dependiente en el ANOVA.

El recambio de especies de epífitas entre ambientes, se determinó mediante un modelo de ordenación con un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS). Mediante el programa PAST se determinó el número de dimensiones de la ordenación a partir del menor valor de estrés (Hammer *et al.*, 2001). El estrés es la varianza residual obtenida después de hacer una regresión monótona, entre la matriz de disimilitudes original y la matriz de distancias obtenidas en el análisis; entre menor sea el estrés, es mejor el ajuste (Gauch *et al.*, 1981, Gauch 1982).

Se comparó la riqueza observada con la esperada mediante una prueba de χ^2 , para determinar la asociación de las bromelias epífitas con alguna especie de forofito, y con alguna de las zonas en que éstos fueron divididos (Zar, 1996). Para ponderar la abundancia de las especies de epífitas en los árboles se calculó el valor de importancia de cada una de ellas.

Se consideró que una especie de bromelia tenía preferencia por alguna especie de forofito o zona, cuando el valor del residual estandarizado era >2 , con una abundancia observada más alta que la esperada; limitante, si este valor fue <-2 , con una abundancia observada de epífitas más baja que la esperada; neutral cuando el valor del residual es ≤ 2 ó ≥ -2 , con una abundancia observada de epífitas igual a la esperada.

VII RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7.1 Riqueza de árboles y forofitos

Se inventariaron 236 árboles en 3600 m², pertenecientes de acuerdo con APG III (2009) a 27 familias, 39 géneros y 41 especies. Los árboles de mayor altura promedio (19.9 ± 8.08 m) correspondieron a *Andira inermis*. En un bosque tropical seco convertido a potrero ubicado en Costa Rica, la altura promedio de esta especie es de 9.9 m (Esquivel *et al.*, 2003). Los árboles de mayor DAP promedio pertenecieron a *Ficus insipida* (203.5 ± 210.17 cm). Stevenson *et al.* (1999) en un bosque tropical húmedo colombiano, para *Ficus insipida* registraron un DAP ≥ 100 cm. Las especies de árboles con el mayor número de individuos fueron *Homalium senarium* (Salicaceae), *Bursera simaruba* (Burseraceae) e *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) (Figura 3). La familia más representativa fue Fabaceae con seis géneros y seis especies. Esta familia se encuentra entre las quince con mayor diversidad de especies en México, superada únicamente por Asteraceae (Villaseñor, 2003).

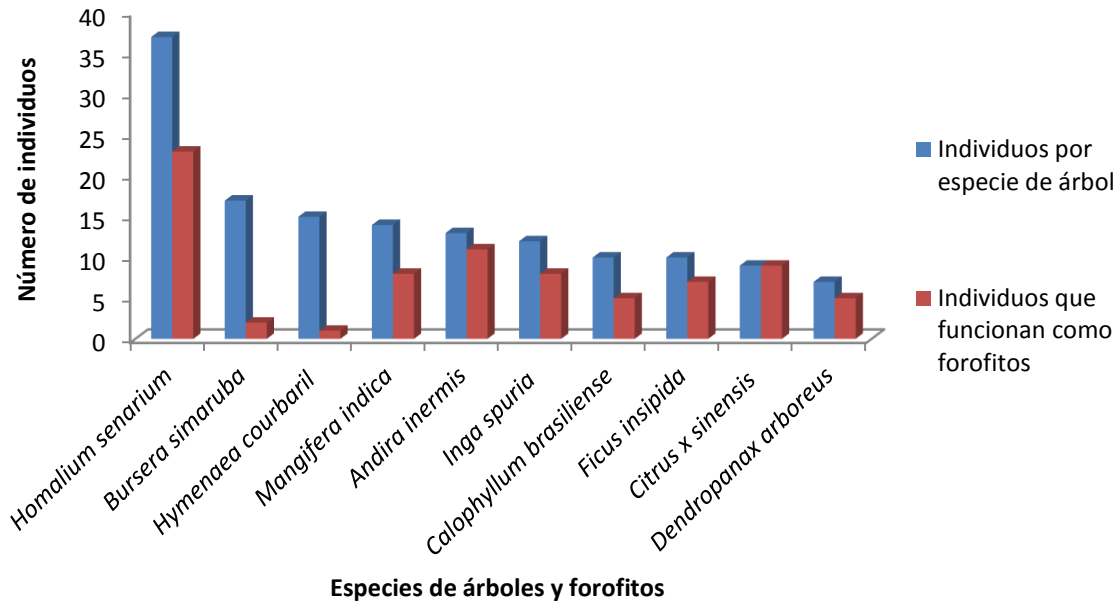


Fig. 3. Número de individuos por especie de árbol y forofitos más abundantes en la selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.

De los 236 árboles inventariados en este estudio, 131 fueron forofitos de especies de Bromeliaceae (Cuadro 1). En bosques tropicales húmedos de Venezuela, de 147 árboles, 14 fueron forofitos de bromelias (Hernández-Rosas, 2001). El análisis de covarianza (ANCOVA) reveló que existe una correlación positiva entre la riqueza de las bromelias epífitas, y el tamaño de los forofitos ($r=0.15$, $p=0.016$) ($F= 5.85$, $p<0.05$). En otros bosques tropicales de América se han señalado los mismos resultados (Haro-Carrión, 2004; Hoeltgebaum *et al.*, 2013).

Cuadro 1. Especies de árboles y forofitos registrados en una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.

Familias	Especies	NIA	NIFB	Altura (m) Media±DE	DAP(cm) Media±DE	RB	NIB
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.	14	8	15.88±4.83	54.43±25.53	6	498
Annonaceae	<i>Annona muricata</i> L.	4	3	9.25±8.53	21.75±0.95	3	31
Aralliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	7	5	14.86±22.3	31±11.19	4	40
Bignoniaceae	<i>Godmania aesculifolia</i> (Kunth) Standl.	2	0	15	77±32.53	0	0
	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	3	3	9.67±2.52	30.67±15.01	7	582
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	17	2	9.24±3.51	37.71±12.64	3	7
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	10	5	12.51±5.76	43.6±35.72	5	18
Chrysobalanaceae	<i>Couepia poliandra</i> (Kunth) Rose	4	4	19.53±2.61	75±32.91	6	566
	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	2	1	15.25±1.06	48±4.24	1	33
Clethraceae	<i>Clethra mexicana</i> DC.	6	0	12.95±3.27	54.33±15.56	0	0
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i> L.	2	1	7.5±0.71	37±15.56	2	15
Ebenaceae	<i>Diospyros digyna</i> Jacq.	1	1	16.8	44	2	6
Fabaceae	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	13	11	19.9(±8.08)	75.31(±37.8)	8	1112
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	1	1	18	74	1	28
	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	5	5	7.6±0.55	33.2±9.65	6	688
	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	15	1	18.97±7.06	44.67±14.52	2	4
	<i>Inga spuria</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	12	8	15.65±6.88	70.58±30.99	8	737
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	6	5	17±4.29	44.83±8.57	4	159
Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i> (P. J. Bergius) Rusby	5	0	15.6±1.14	39.4±13.28	0	0
Lauraceae	<i>Nectandra globosa</i> (Aubl.) Mez	4	3	12.5±3.11	67.5±26.16	2	28
	<i>Ocotea veraguensis</i> (Meisn.) Mez	3	1	15.33±4.04	26.67±1.53	1	1
Lythraceae	<i>Lafoencia puniceifolia</i> DC.	1	0	19	66	0	0
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	1	1	8	31	3	12
Melastomataceae	<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	2	0	10	20.75±0.35	0	0
Meliaceae	<i>Azadirachta indica</i> A. Juss.	2	1	10.5±6.36	25.5±7.78	2	21
	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	4	2	12.75±2.36	37.75±10.05	2	17
Moraceae	<i>Ficus insipida</i> Willd.	10	7	15±6.96	203.5±210.17	6	1214
	<i>Ficus pertusa</i> L. f.	3	3	9.83±4.54	47.33±27.75	5	154

Cuadro 1 continúa

Familia	Género y especie	NIA	NIFB	Altura (m) Media	DAP(cm) Media	RB	NIB
	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	2	1	7±1.41	27±1.41	1	1
Myrtaceae	<i>Eugenia jambos</i> L.	5	4	10.8±4.44	40.8±13.08	3	122
	<i>Psidium guajava</i> L.	2	1	10.75±8.13	32.5±17.68	1	1
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea spectabilis</i> Willd.	1	1	8	28	3	44
Poligonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i> Willd.	4	4	17.48±4.59	47.75±18.08	5	312
Rutaceae	<i>Citrus x sinensis</i> (L.) Osbeck	9	9	5.94±1.59	23.11±3.76	3	477
Salicaceae	<i>Casearia arguta</i> Kunth	3	1	7.33±3.21	31.67±11.93	4	290
	<i>Homalium senarium</i> Sessé & Moc. ex DC.	37	23	13.36±6.4	53.65±46.84	7	655
Sapindaceae	<i>Cupania glabra</i> Sw.	3	0	11.59±1.95	32.67±9.29	0	0
	<i>Sapindus saponaria</i> L.	3	0	10.36±2.93	33±11.14	0	0
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	4	1	12.75±3.3	56±27.24	1	1
	Árbol 1	2	2	17±1.41	62.5±10.6	2	6
	Árbol 2	2	2	5.5±0.7	22.5±3.54	3	111
TOTAL		236	131				7991

NIA=Número de individuos por árbol registrado, NIFB=Número de individuos de forofitos con presencia de bromelias epífitas, DAP=Diámetro a la altura del pecho promedio por especie de forofito, DE=Desviación estándar, RB=Riqueza específica de bromelias por especie de forofito, NIB=Número de individuos totales de bromelias por especie de forofito.

7.2 Diversidad de bromelias epífitas en los forofitos

En 3600 m² se registraron 7991 individuos de bromelias epífitas pertenecientes a cuatro géneros y nueve especies (Apéndice). Comparado con una selva húmeda tropical (piedemonte) de Bolivia donde se inventariaron diez especies en 3200 m² (Acebey y Krömer, 2001), en bosques montanos tropicales de los Andes venezolanos y de Colombia se registró el mismo número de especies en 360 ha y 2000 m² respectivamente (Barthlott *et al.*, 2001; Arévalo y Betancur, 2004), y en un bosque tropical húmedo ecuatoriano en una hectárea a 1160 m de altitud, ocho y en la misma superficie a 1600 m, cuatro especies respectivamente (Haro-Carrión, 2004). De acuerdo con estos resultados, las selvas tropicales contienen pocas especies de bromelias epífitas.

Tres de los cuatro géneros registrados en la zona de estudio, tienen una especie. *Tillandsia* tuvo el mayor número de especies, seis. Este género es el más diverso dentro de la familia, y también el de mayor número de especies en el estado de Oaxaca (García-Mendoza y Meave, 2011). *Catopsis nutans*, presenta el mayor número de individuos, seguida de *Tillandsia variabilis* y *T. fasciculata*. Las especies con menos individuos fueron *T. xerografica* y *Pitcairnia heterophylla*. La exploración botánica en las selvas medianas subcaducifolias de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca, permitió recolectar a *Pitcairnia wendlandii*, una bromelia terrestre o epífita, en este caso terrestre, que no está citada en florística de Oaxaca (García-Mendoza y Meave, 2011), por lo tanto, es un nuevo registro para el estado, aunque su distribución geográfica había sido señalada en México y Mesoamérica (Utleay, 1994).

7.3 Curva de acumulación de especies de bromelias epífitas

La curva de acumulación de especies ajustada con el modelo de Clench, indica que el esfuerzo de muestreo es robusto, ya que se inventarió el 89% de la riqueza esperada ($R^2=0.997$). Gaston (1996) y Magurran (1998) indican que cuando el valor de R^2 es cercano a uno, el muestreo es fiable. La pendiente al final de la curva tiene un valor de 0.061, que apoya la robustez del muestreo (Fig. 4). El modelo indica que faltaría por incorporar al listado una especie, aunque se tendría que aumentar considerablemente el área muestreada.

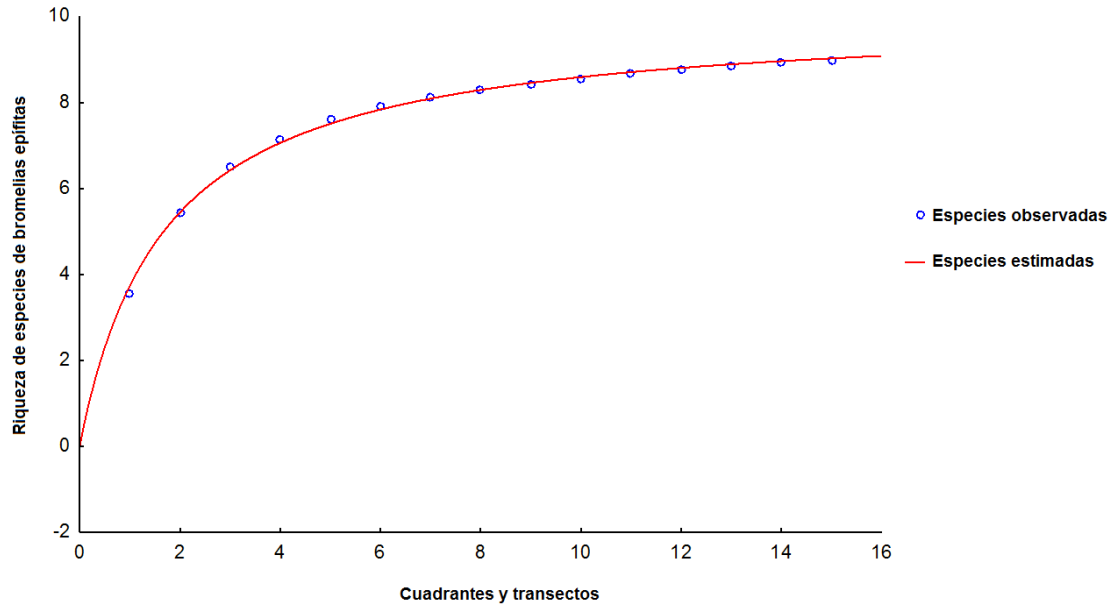


Fig. 4. Curva de acumulación de especies de bromelias epífitas de una selva mediana subcaducifolia en Putla, Villa de Guerrero, Oaxaca.

7.4 Diversidad beta entre forofitos.

El análisis de diversidad beta entre forofitos mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis, muestra que la disimilitud promedio fue de 0.22 (± 0.12), este valor indica que el recambio de especies es bajo. Resultados diferentes se han registrado en otros bosques montanos tropicales. Breier (2005) señala para un bosque tropical brasileño, en un área de 10.24 ha, un índice de disimilitud entre forofitos de epifitas vasculares de 0.8957, y 27 especies de bromelias.

7.5 Diversidad alfa de bromelias epífitas entre ambientes

Las curvas de acumulación ajustadas con el modelo de Clench nos permiten calcular las diversidades alfa esperadas y compararlas entre sí para analizar la diversidad beta (cuadro 2), donde se muestra que el las especies observadas en los tres ambientes se corresponden con las estimadas, y que las selvas tienen una diversidad alfa menor que los otros dos ambientes.

Cuadro 2. Comparación de diversidad alfa observada y alfa estimada con la ecuación de Clench entre forofitos .

Ambiente	Número de forofitos	Media del DAP de los forofitos ± DE	Diversidad Alfa	
			α observada	α estimada
Fragmentos de Selva	40	43.71 ±17.97	2	2
Vegetación riparia	112	71.84 ±81.08	8	8
Potrero	84	34.82 ±15.03	8	8

DE=Desviación estándar.

La mayor diversidad alfa se registró en los transectos de potrero y la vegetación riparia, ambas con ocho especies. En el primer ambiente 1818 individuos correspondieron a *Catopsis nutans* y 922 a *Tillandsia variabilis*. Mientras que en la vegetación riparia *Tillandsia fasciculata* registró 1402, *T. schiedeana* 1205 y *T. variabilis* 848 individuos respectivamente. Los fragmentos de selva mediana contienen dos especies, *T. variabilis* y *Aechmea bracteata* var. *pacifica*, con 34 y seis individuos respectivamente, ambas en dos forofitos de *Coccoloba barbadensis* (Fig. 5). Estos resultados difieren de otros estudios realizados, por ejemplo, en un bosque tropical lluvioso secundario de Ghana, se registró una sola especie de epífita y en el primario 43 (Hall, 1978), en el mismo tipo de vegetación, en Veracruz la diversidad disminuye con la perturbación (Hietz-Seifert *et al.*, 1996), y al comparar la riqueza de epifitas vasculares en bosques mesófilos de montaña primarios, alterados y secundarios de los Andes venezolanos, se encontró que la mayor riqueza se registra en los bosques primarios y disminuye en los ambientes perturbados (Barthlott *et al.* 2001). La figura 6 muestra el porcentaje de bromelias epífitas distribuidas en cada ambiente.

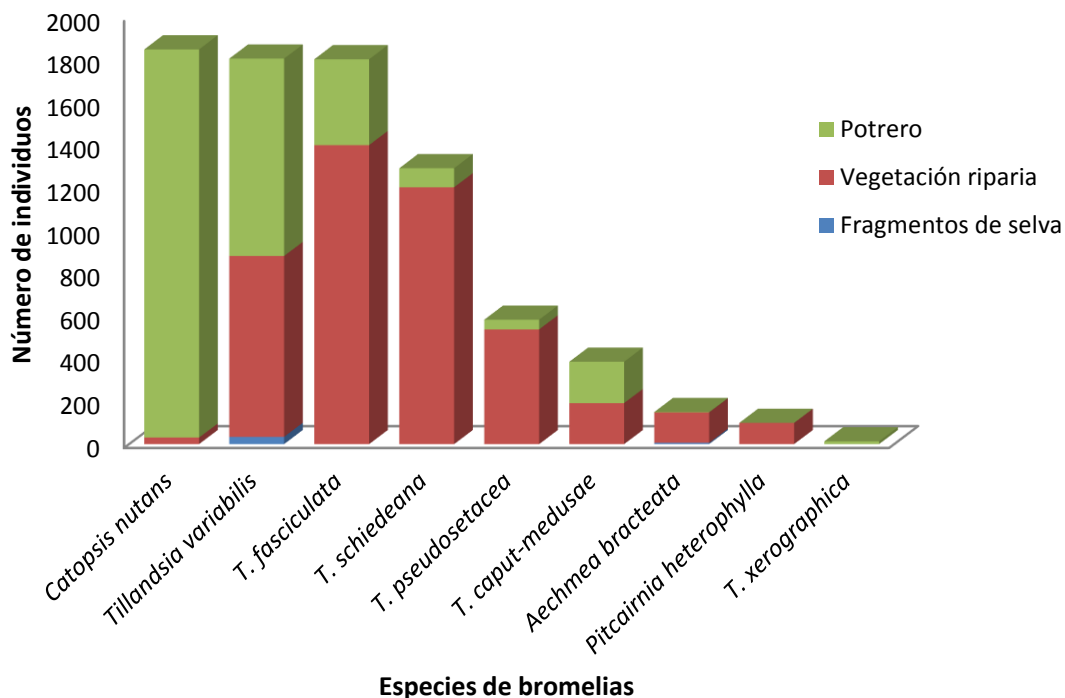


Fig. 5. Riqueza de bromelias epífitas en los tres ambientes estudiados de una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.

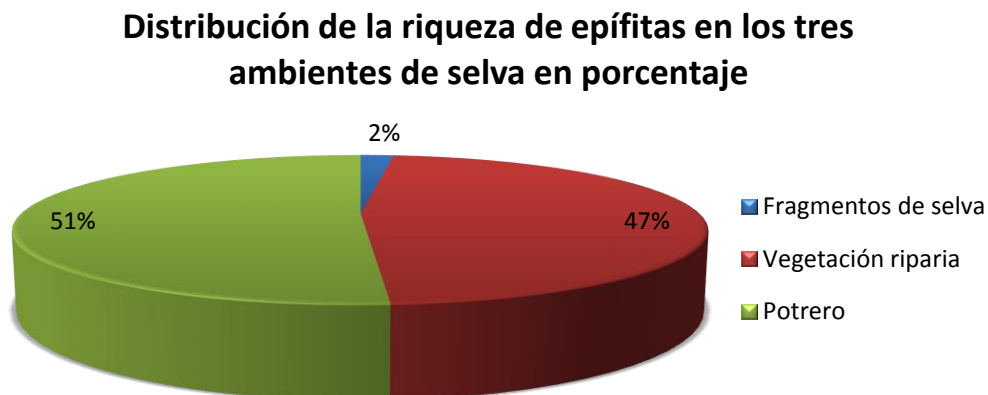


Fig. 6. Porcentaje de bromelias epífitas distribuidas en cada ambiente de una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.

7.6 Diversidad beta entre ambientes

El análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) muestra que las dimensiones 1 y 2 formaron cuatro grupos de ambientes, cuya composición florística de bromelias epífitas es similar (estrés 0.23, $R^2=0.83$) (Figura 7). El primer grupo se ubica en los valores positivos de la dimensión 2 y negativos de la 1, y todos estos ambientes comparten *Tillandsia variabilis*, y en menor proporción *T. schiedeana*, en este grupo se ubica un fragmento de selva que comparte con la vegetación riparia y el potrero, *T. variabilis* y *Aechmea bracteata* var. *pacifica*. El segundo grupo se localiza en los valores positivos de ambas dimensiones y contiene dos fragmentos de selva, donde no se registraron bromelias epífitas. El tercer grupo está en los valores negativos de las dos dimensiones y contiene un transecto de potrero, se separa de los otros conjuntos porque en él se registraron el mayor número de individuos de *Catopsis nutans* y *T. xerographica*. El cuarto conjunto está en los valores negativos de la segunda dimensión y positivos de la primera, está constituido por dos transectos de vegetación riparia y comparten *T. caput-medusae* y *T. pseudosetacea*.

El NMDS indica que no existe relación entre la diversidad de bromelias epífitas de los ambientes y su distancia a los cuerpos de agua por lo tanto, son independientes ($r^2=-0.04$, $p=0.88$, $r^2=0.27$, $p=0.3$) (Fig. 7) Esto posiblemente se deba a que las especies encontradas en los ambientes más diversos, presentan adaptaciones que les permiten establecerse mejor en zonas más secas, con mayor incidencia de luz y no dependen tanto de la cercanía a los cuerpos de agua. En otros estudios se correlacionan estas variables, por ejemplo, Flores-Palacios (2003) al analizar la diversidad de epífitas vasculares en un bosque mesófilo de montaña de Veracruz, encontró que la distancia promedio a las fuentes de agua se relaciona positivamente con la riqueza.

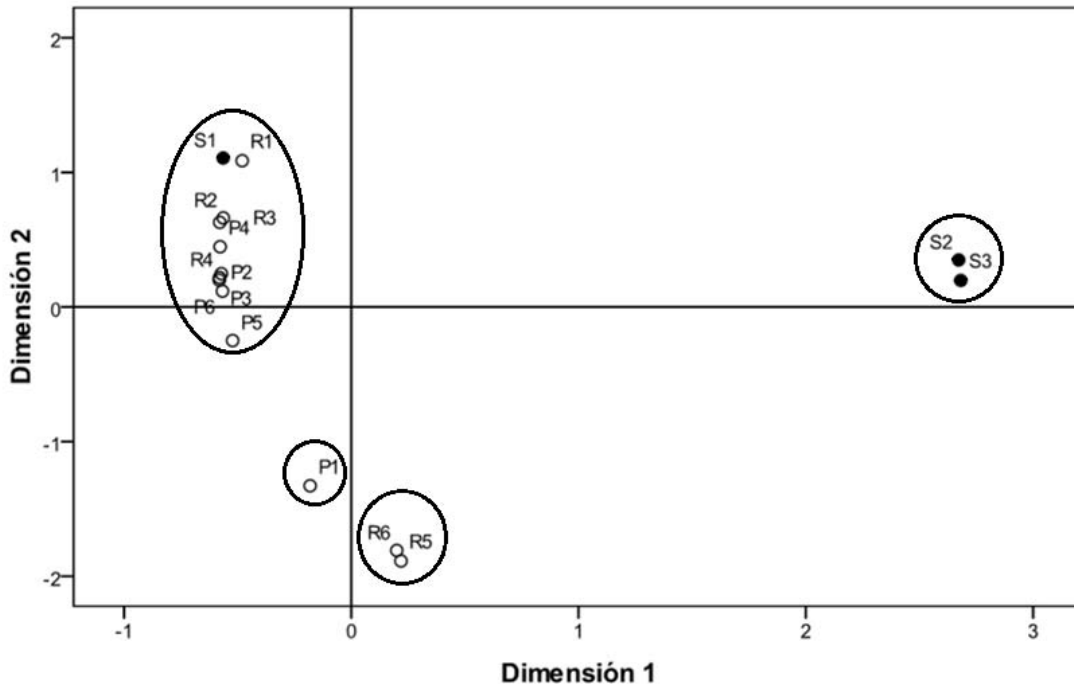


Fig. 7. Análisis NMDS de especies de bromeliáceas epífitas en una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. Selva (S), ambiente ribereño (R) y potreros (P).

7.7 Distribución y riqueza vertical de bromelias epífitas

En la zona I los forofitos no presentaron ninguna bromelia epífita. Acebey y Krömer (2001) tampoco registraron este tipo de plantas en esta zona al estudiar una selva húmeda tropical boliviana. La zona con la mayor riqueza fue la IV, seguida de las V, III y II. Éste patrón se repite en cada uno de los ambientes muestreados (Fig. 8), resultados similares señalan Ter Steege y Cornelissen (1989) en los forofitos de un bosque tropical de Guyana, registrando la mayor diversidad de orquídeas epífitas en las zonas III y IV. Acebey y Krömer (2001) encontraron la mayor diversidad de bromelias epífitas en las zona II, seguida de la III y por último la IV. Los patrones de distribución vertical en un forofito están relacionados con la tolerancia a la luz, la humedad y sus adaptaciones ecofisiológicas (Johansson, 1974; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Krömer *et al.*, 2007). En el cuadro 3 se observan los valores residuales de χ^2 , con base en eso

se presentan las preferencias por zona de cada especie de bromelia, *Tillandsia xerographica* no presenta valores significativos en su distribución, por lo tanto, se distribuye en cualquier zona. Sin embargo, hay que considerar que no se encontraron muchos individuos de esta especie en los ambientes muestreados.

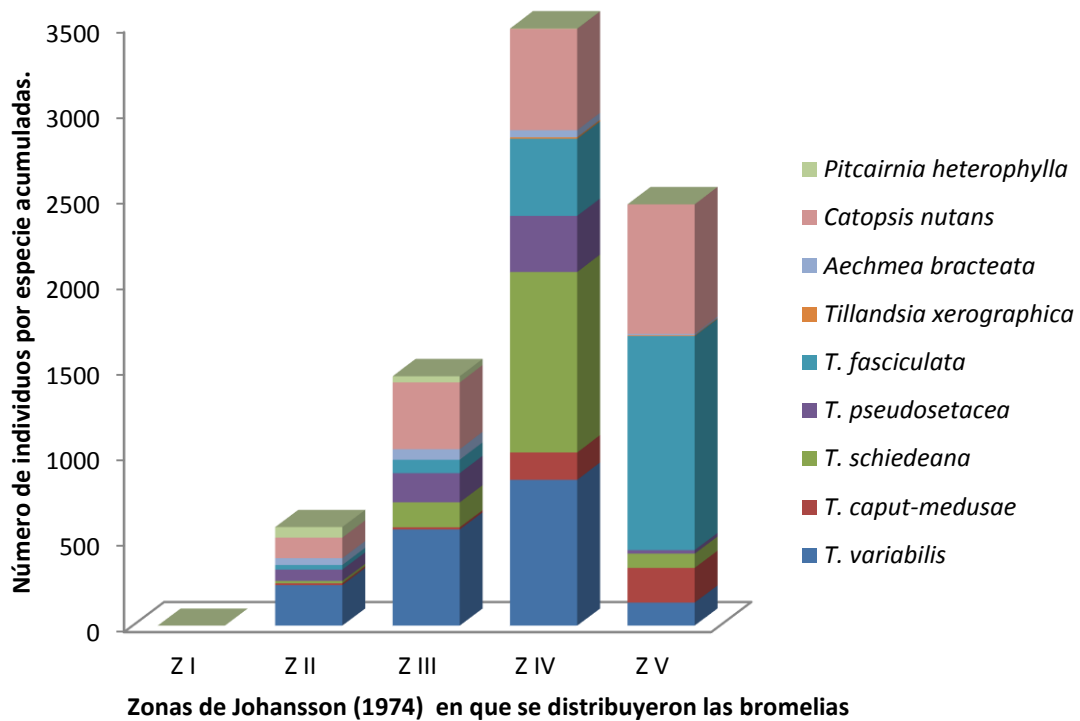


Fig. 8. Distribución y riqueza de especies de bromelias epífitas en las zonas de Johansson (1974) en que se dividieron los forofitos de la selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.

Cuadro 3. Valores de frecuencias observadas en campo y estimadas para cada especie de bromelia epífita registrada. El valor residual indica la preferencia, limitación o neutralidad de las especies de bromelias epífitas por las distintas zonas de Johansson (1974).

Especie	Frecuencias y residual	Z II	Z III	Z IV	Z V
<i>Tillandsia variabilis</i>	FO	239	568	861	136
	FT	131	330	786	555
	R χ^2	11.08 P	16.45 P	4.02 P	-24.33 L
<i>T. caput-medusae</i>	FO	11	13	159	205
	FT	28	71	169	120
	R χ^2	-3.46 L	-7.81 L	-1.07 N	9.63 P
<i>T. schiedeana</i>	FO	14	147	1049	84
	FT	94	237	564	399
	R χ^2	-9.38 L	-7.06 L	29.69 P	-20.70 L
<i>T. pseudosetacea</i>	FO	67	172	326	21
	FT	43	107	255	181
	R χ^2	4.02 P	7.18 P	6.10 P	-14.83 L
<i>T. fasciculata</i>	FO	27	78	448	1250
	FT	131	330	786	555
	R χ^2	-10.74 L	-17.45 L	-18.25 L	40.26 P
<i>T. xerographica</i>	FO	0	0	9	4
	FT	1	2	6	4
	R χ^2	-1.011 N	-1.708 N	1.865 N	-0.003 N
<i>Aechmea bracteata</i> var. <i>pacifica</i>	FO	40	61	41	9
	FT	11	28	66	47
	R χ^2	9.17 P	7.09 P	-4.11 L	-6.68 L
<i>Catopsis nutans</i>	FO	122	388	589	753
	FT	135	339	807	571
	R χ^2	-1.31 N	3.35 P	-11.68 L	10.47 P
<i>Pitcairnia heterophylla</i>	FO	62	36	2	0
	FT	7.28	18.31	43.60	30.81
	R χ^2	21.19 P	4.60 P	-8.44 L	-6.72 L

FO=Frecuencia observada, FT=Frecuencia teórica, R χ^2 = Residual estandarizado de χ^2 . Valor del residual estandarizado >2 indica preferencia (P), <-2 es limitante (L) y ≤ 2 ó ≥ -2 neutral (N).

7.8 Relación entre bromelias epífitas y forofitos

En el cuadro 4 se muestran los valores residuales estandarizados de la χ^2 , que explican la relación entre bromelias epífitas y especies de forofitos, por ejemplo, *Tillandsia variabilis* tiene preferencia por 14 forofitos, mientras que diez son limitantes y el resto neutrales para su establecimiento y desarrollo, *Catopsis nutans* muestra mayor preferencia por *Casearia arguta*, *Ficus pertusa*, *Gliricidia sepium* y *Tabebuia rosea*, y limitancia para 14 especies de forofitos. El resto de las especies de bromelias muestran valores neutrales o limitantes para la mayoría de las especies de forofitos registradas

Ninguna especie de forofito presenta una relación positiva con las nueve especies de bromelias, sólo *Homalium senarium* muestra que cuatro especies lo prefieren. Köster *et al.* (2011) señalan que existen diferencias significativas en la distribución de la epífitas vasculares y sus preferencias por especies de forofitos, contrastando ambientes naturales protegidos y perturbados ecuatorianos. Otros estudios han mostrado diferencias pronunciadas en la diversidad de epífitas entre los distintos taxones de forofitos en México (Zimmerman y Olmsted 1992, Callaway *et al.* 2002, Mehltreter *et al.* 2005).

Según Zotz y Vollrath (2003) e Hirata *et al.* (2009), los forofitos presentan características como, el tamaño y el tipo de corteza, que pueden determinar la preferencia y establecimiento de las epífitas vasculares.

Cuadro 4. Relación entre bromelias epífitas y forofitos, determinada con el valor residual estandarizado de χ^2 .

	<i>Tillandsia variabilis</i>	<i>T. caput- medusae</i>	<i>T. fasciculata</i>	<i>T. pseudosetacea</i>	<i>T. schiedeana</i>	<i>Aechmea bracteata</i>	<i>Catopsis nutans</i>	<i>Pitcairnia heterophylla</i>	<i>T. xerographica</i>
<i>Andira inermis</i>	-10.906 L	6.165 P	28.382 P	-9.367 L	-0.271 N	-1.161 N	-19.666 L	21.829 P	-1.451 N
<i>Annona muricata</i>	6.026 P	-1.260 N	-3.011 L	1.882 N	-2.452 L	-0.772 N	-0.932 N	-0.628 N	-0.225 N
Árbol 1	3.561 P	-0.554 N	-1.323 N	-0.689 N	-1.077 N	-0.339 N	-1.346 N	-0.276 N	10.034 P
Árbol 2	15.989 P	-2.397 L	-5.727 L	-0.052 N	-4.664 L	-1.468 N	-4.016 L	-1.194 N	-0.428 N
<i>Azadirachta indica</i>	5.884 P	-1.037 N	-2.477 L	-1.291 N	-2.017 L	-0.635 N	0.069 N	-0.517 N	-0.185 N
<i>Bougainvillea spectabilis</i>	10.148 P	-0.799 N	-3.591 L	-1.871 N	-2.924 L	-0.920 N	-1.862 N	-0.749 N	-0.269 N
<i>Bursera simaruba</i>	-0.525 N	6.439 P	-1.429 N	-0.745 N	-1.164 N	-0.366 N	0.338 N	-0.298 N	-0.107 N
<i>Calophyllum brasiliense</i>	1.657 N	5.627 P	-2.293 L	1.521 N	-1.867 N	2.890 P	-2.333 L	-0.478 N	-0.171 N
<i>Casearia arguta</i>	-9.225 L	-2.249 L	-5.215 L	-4.880	-7.626 L	-2.399 L	26.477 P	-1.953 N	-0.700 N
<i>Cecropia obtusifolia</i>	-0.540 N	4.427 P	-0.540 N	-0.281 N	-0.440 N	-0.138 N	-0.549 N	-0.113 N	-0.040 N
<i>Citrus x sinensis</i>	27.703 P	-5.088	-12.159 L	-2.895 L	-9.901 L	-3.115 L	-0.623 N	-2.536 L	-0.909 N
<i>Coccoloba barbadensis</i>	-5.034 L	-4.071 L	19.839 P	-5.069 L	-7.294 L	18.358 P	-9.898 L	3.686 P	-0.727 N
<i>Couepia polyandra</i>	-13.224 L	-4.562 L	-9.151 L	77.025 P	-10.613	-3.414 L	-11.904 L	-2.779 L	-0.996 N
<i>Dendropanax arboreus</i>	3.021 P	8.892 P	-3.423 L	-1.784 N	-2.787 L	2.627 P	-1.229 N	-0.714 N	-0.256 N
<i>Diospyros digyna</i>	-1.323 N	3.246 P	2.585 P	-0.689 N	-1.077 N	-0.339 N	-1.346 N	-0.276 N	-0.099 N
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	9.816 P	-1.198 N	-2.862 L	-1.491 N	-2.330 L	-0.733 N	-2.912 L	-0.597 N	-0.214 N
<i>Eugenia jambos</i>	19.520 P	-2.515 L	-6.009 L	-3.131 L	-4.645 L	-1.540 N	-5.249 L	-1.253 N	-0.449 N
<i>Ficus insipida</i>	0.514 N	-8.548 L	-20.350 L	-10.525 L	53.413 P	6.018 P	-16.794 L	-4.259 L	-1.527 N

Cuadro 4 continúa

	<i>Tillandsia variabilis</i>	<i>T. caput- medusae</i>	<i>T. fasciculata</i>	<i>T. pseudosetacea</i>	<i>T. schiedeana</i>	<i>Aechmea bracteata</i>	<i>Catopsis nutans</i>	<i>Pitcairnia heterophylla</i>	<i>T. xerographica</i>
<i>Ficus pertusa</i>	-4.042 L	2.090 P	-4.039 L	-3.525 L	-5.288 L	-1.733 N	14.714 P	-1.411 N	-0.506 N
<i>Gliricidia sepium</i>	-14.722 L	-0.818 N	-7.943 L	-6.801 L	-8.489 L	-3.795 L	36.530 P	-3.089 L	-0.118 N
<i>Guazuma ulmifolia</i>	-1.181 N	0.561 N	-1.871 N	-0.975 N	-1.524 N	-0.480 N	4.942 P	-0.390 N	-0.140 N
<i>Homalium senarium</i>	2.547 P	14.266 P	6.360 P	-3.604 L	-7.647 L	2.014 P	-6.941 L	-3.007 L	-1.078 N
<i>Hymenaea courbaril</i>	-1.080 N	4.202 P	-1.080 N	-0.563 N	-0.879 N	-0.277 N	1.272 N	-0.225 N	-0.081 N
<i>Inga spuria</i>	-12.428 L	-2.840 L	20.134 P	-7.868 L	-9.587 L	-3.656	8.353 P	-3.208	7.483 P
<i>Licania platypus</i>	10.660 P	-1.300 N	-3.108 L	-1.619 N	-2.531 L	-0.796 N	-3.162 L	-0.648 N	-0.232 N
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	-5.537 L	-2.877 L	-6.876 L	-3.276 L	26.582 P	0.009 N	-6.996 L	-1.434 N	-0.514 N
<i>Mangifera indica</i>	28.176 P	3.621 P	-6.131 L	-6.306 L	-10.131 L	-1.142 N	-9.808 L	-2.594 L	-0.930 N
<i>Nectandra globosa</i>	9.363 P	-1.198 N	-2.862 L	-1.491 N	-2.330 L	0.662 N	-2.912 L	-0.597 N	-0.214 N
<i>Ocotea veraguensis</i>	1.852 N	-0.226 N	-0.540 N	-0.281 N	-0.440 N	-0.138 N	-0.549 N	-0.113 N	-0.040 N
<i>Psidium guajava</i>	-0.540 N	-0.226 N	-0.540 N	-0.281 N	-0.440 N	7.230 P	-0.549 N	-0.113 N	-0.040 N
<i>Tabebuia rosea</i>	-12.912 L	0.949 N	2.643 P	-5.728 L	-7.041 L	-3.466 L	21.128 P	-2.821 L	1.125 N
<i>Terminalia catappa</i>	-2.093 L	8.743 P	-2.093 L	-1.091 N	-1.704 N	-0.536 N	2.158 P	-0.436 N	-0.156 N
<i>Trichilia havanensis</i>	7.415 P	-0.905 N	-2.161 L	-1.126 N	-1.760 N	-0.554 N	-2.199 L	-0.451 N	-0.162 N
<i>Trophis racemosa</i>	-0.540 N	-0.226 N	-0.540 N	-0.281 N	2.275 P	-0.138 N	-0.549 N	-0.113 N	-0.040 N

Valor del residual estandarizado de $\chi^2 > 2$ indica preferencia (P), < -2 es limitante (L) y ≤ 2 ó ≥ -2 neutral (N).

VIII CONCLUSIONES

La diversidad de bromelias epífitas en las selvas medianas subcaducifolias estudiadas es baja. El género más diverso es *Tillandsia*. Estos resultados se corresponden con otros estudios realizados en selvas tropicales. Los árboles sin bromelias epífitas fueron *Goodmania aesculifolia* (Bignoniaceae), *Clethra mexicana* (Clethraceae), *Lacistema aggregatum* (Lacistemataceae), *Lafoensia puniceifolia* (Lythraceae), *Miconia minutiflora* (Melastomataceae), *Cupania glabra* y *Sapindus saponaria*, esta ausencia está relacionada con el DAP, a mayor tamaño, mayor diversidad de bromelias epífitas.

La diversidad de bromelias epífitas entre los ambientes es diferente. En los fragmentos de selva conservada se registró el menor valor, y en la vegetación riparia y potreros la mayor diversidad. Por lo tanto, en las selvas estudiadas, las condiciones más secas y aisladas favorecen el establecimiento de estas plantas. Se recomienda la conservación de la vegetación riparia y los árboles aislados de los potreros o los que se utilizan como cercas vivas.

La diversidad no se relaciona con la distancia a los cuerpos de agua. Las zonas de los forofitos más diversas y con mayor número de individuos fueron la IV y V, correspondientes al dosel, donde se localizan las ramas secundarias con diámetro mediano, y una alta incidencia de luz solar. La distribución vertical está en función de la especie de forofito, que determina su tipo de corteza y tamaño. Algunas bromelias epífitas muestran marcadas preferencias por ciertas especies de forofitos, y la mayoría no muestran preferencia, distribuyéndose indistintamente en casi todas las especies de forofitos catalogadas. Este estudio permitió inventariar un nuevo registro de Bromeliaceae para el estado de Oaxaca, *Pitcairnia wendlandii*, que en la zona estudiada no se comporta como epífita.

IX BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Acebey, A., y T. Krömer. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del Campamento río Eslabón y de la Laguna Chalachán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* **3**: 104-123.
- Alanís-Méndez J. L., F. O. Muñoz-Arteaga, M. López-Ortega, L. Cuervo-López, B. E. Raya-Cruz. 2007. Aportes al conocimiento de las epífitas (Bromeliaceae, Cactaceae y Orchidaceae) en dos tipos de vegetación del Municipio de Pánuco, Veracruz, México. Universidad Veracruzana. México. *Revista UDO Agrícola* 7(1): 160-174.
- Anónimo, 1992. Convenio sobre la Diversidad Biológica. Organización de las Naciones Unidas. Rio de Janeiro.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**: 105-121.
- Arévalo R. y J. Betancur. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suroriental de la serranía de Chiribiquete, Guayana colombiana. *Caldasia* **26**: 359-380.
- Barker, M. G. 1997. An update on low-tech methods for forest canopy access and on sampling a forest canopy. *Selbyana* **18**: 61-71.
- Barker, M. G., y S. L. Sutton. 1997. Low-tech methods for forest canopy access. *Biotropica* **29**: 243-247.
- Barthlott, W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder y S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* **152**: 145–156,
- Benzing, D. H., 1980. The biology of Bromeliads. Mad River Press, Eureka.

- Benzing, D. H., 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press. Cambridge.
- Benzing, D. H., 2000. Bromeliaceae: Profile of an adaptative radiation. Cambridge University Press. Cambridge.
- Breier, T. B. 2005. O epifitismo vascular em florestas do sudeste do Brasil. Tesis de doctorado. Universidad Estadual de Campinas. Campinas.
- Cach-Pérez M. J.; J. L. Andrade y C. Reyes-García. 2014. La susceptibilidad de las bromelias epífitas al cambio climático. *Botanical Sciences* **92**: 157-168.
- Carranza-Quiceno J. A., J. V. Estévez-Varón, 2008. Ecología de la polinización de Bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural* **12**: 38-47.
- Ceja Romero J., A. Espejo S., A. R. López F., J. García C., A. Mendoza R. y B. Pérez G. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias* **91**: 34-41.
- Callaway, R. M., K. O. Reinhart, G. W. Moore, D. J. Moore, y S. C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: Mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* **132**: 221–230.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. CONABIO-Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México - Agrupación Sierra Madre, México, D. F.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **345**: 101-118.
- Colwell, R. K. 2000. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Versión 6.0. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

- Espejo S. A. y A. R. López-Ferrari. 1994. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística. 1. Lista de referencia. Parte III: Bromeliaceae, Burmanniaceae, Calochortaceae y Cannaceae. Consejo Nacional de la Flora de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D.F.
- Espejo S. A. y A. R. López-Ferrari. 1998. Current floristic and phytogeographic knowledge of Mexican Bromeliaceae. *Revista de Biología Tropical* **46**: 493-513.
- Espejo S. A., A. R. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo, B. K. Holst, H. Luther y W. Till. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* **25**: 33-86.
- Espejo S. A., A. R. López-Ferrari e I. Ramírez-Morillo. 2005. Flora de Veracruz, fascículo 136 (Bromeliaceae). Instituto de Ecología. University of California, Riverside. Xalapa, Veracruz.
- Espejo S. A., A. R. López-Ferrari e I. Ramírez-Morillo. 2010. Flora del Bajío y Regiones Adyacentes, Fascículo 165 (Bromeliaceae). Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y Centro de Investigación Científica de Yucatán. México, D. F.
- Espejo S. A. 2012. El endemismo en las Liliopsida mexicanas. *Acta Botanica Mexicana* **100**: 195-257.
- Esquivel, H., M. Ibrahim, C. A. Harvey, C. Villanueva, T. Benjamin y F. L. Sinclair. 2003. Árboles dispersos en potreros de fincas ganaderas en un ecosistema seco de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* **10**: 24-29.
- Flores-Martínez A. y G. I. Manzanero-Medina. 1999. Tipos de Vegetación del estado de Oaxaca. Vegetación y Flora. Sociedad y naturaleza en Oaxaca 3, M. A. Vásquez Dávila (ed.). Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca.

- Flores-Palacios, A. 2003. El efecto de la fragmentación del bosque mesófilo de montaña en la comunidad de plantas epífitas vasculares. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología A. C. Xalapa.
- García-Mendoza, A. J. María J. O. y Miguel B. S. 2004. Biodiversidad de Oaxaca. Introducción. Pág. 20. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D. F.
- García-Mendoza, A. J. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado. Págs. 305-325. *In*: Biodiversidad de Oaxaca. A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez, M. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D. F.
- García M. A. J. y Meave J. A. (eds.) 2011. Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas (Colecciones y lista de especies). UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Gaston, K. J. 1996. Species richness: measure and measurement. En K. J. Gaston (ed.). *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science. Oxford pp. 77-133.
- Gentry, A. H. y Dodson, C. H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**: 205-233.
- Gotelli, N. J. y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**: 379-391.
- González F., 2004, Las Comunidades Vegetales de México. Propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México. Instituto Nacional de Biología (INE-SEMARNAT), México, D.F.

- Gradstein, S.R., N.M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz y N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity in tropical rain forests. *Selbyana* **24**: 105-111.
- Granados-Sánchez, D.; López-Ríos, G. F.; Hernández-García, M. Á.; Sánchez-González, A. 2003. Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, **9**: 101-111. Universidad Autónoma Chapingo. México, D. F.
- Hammer Øyvind, D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**: 1-9. National University of Ireland, Galway.
- Haro-Carrión, X. 2004. Bromeliad distribution in two plots in the Sumaco Biosphere Reserve. *Lyonia* **7**: 57-62.
- Hernández-Rosas J. 2001. Ocupación de los portadores de epífitas vsculares en un bosque húmedo tropical del alto Oricono, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* **52**: 292-303. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Hietz-Seifert, U., P. Hietz y S. Guevara. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, México. *Biological Conservation* **75**: 103-111.
- Hirata, A., T. Kamijo y S. Saito. 2009. Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology* **201**: 247-254.
- Hoeltgebaum, M. P., M. H. Queiroz de y M. S. Reis. 2013. Relacao entre bromélias epífíticas e forófitos em diferentes estádios sucessionais. *Rodriguésia* **64**: 337-343.
- INEGI, 1980. Carta Topográfica, hoja México. Esc. 1:10 000; Carta Geológica. Hoja México. Esc. 1:1 000 000; Carta Hidrológica. Hoja México. Esc. 1:1 000 000.

- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* **59**:1-136.
- Joppa N. Lucas, David L. Roberts y Stuart L. Pimm. 2010. How many species of flowering plants are there? Proceedings of the Royal Society Biological Sciences. Cambridge.
- Köster, N., J. Nieder, W. Barthlott. 2011. Effect of host tree traits on epiphyte diversity in natural and anthropogenic habitats in Ecuador. *Biotropica* **46**: 1-10.
- Kress, W. J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* **9**: 2-22.
- Krömer, T., M. Kessler y S.R. Gradstein. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**: 261-278.
- Laessle, A.M. 1961. A micro-limnological study of jamaican bromeliads. *Ecology* **42**: 499-517.
- Luther, H. E. (comp.) 2006. An alphabetic list of Bromeliad binomials. 10. ed. Bromeliad Society International. Sarasota, Florida.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* **2**: 1-13.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey.
- Margalef, D. R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems* **3**: 36-71.
- Martínez-Meléndez, N., M. A. Pérez-Farrera, y A. Flores-Palacios. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* **56**: 2069-2086.

- Mehlreter, K., A. Flores-Palacios, y J. G. García-Franco. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 651–660.
- McVaugh, R. 1989. Bromeliaceae In: Anderson, W. R. (ed.). *Flora Novogaliciana* **15**: 4-79. University of Michigan Herbarium.
- Miranda F. y Hernández X. E. 1963. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**: 29-179.
- Mittermeier, R. A. 1988. Primate diversity and the tropical forest: case studies from Brazil and Madagascar and the importance of the megadiversity countries. E. Wilson (ed.). *Biodiversity* 145-154. National Academia Press, Washington, D.C.
- Mondragón D., D. Villa, G. Escobedo y A. Franco. 2006. La riqueza de bromelias epífitas a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo* **4**: 13-16
- Mora-Ambriz L., H. Fuentes-Moreno. 2006. El Laboratorio de Colecciones Biológicas de la Universidad del Mar: perspectivas de una colección regional. *Ciencia y Mar* **29**: 34-37.
- Moreira B, Lapa M y Cruz-Barros M. 2006. Bromelias: importancia ecológica y diversidad taxonómica y morfológica. Instituto de Botánica. San Paulo.
- Myers, N., 1998, "Threatened Biotas: Hotspots" in Tropical Forests, *Environmentalist* **8**: 187-208.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.
- Nieder, J., S. Engwald y W. Barthlott. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* **20**: 66-75.
- Nieder, J., S. Engwald, M. Klawun y W. Barthlott. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland amazonian

- rain forest (Surumani crane plot) of southern Venezuela. *Biotropica* **32**: 385-396.
- Rauh, W. 1990. Bromelien: Tillandsien un andere kulturwürdige Bromelien. Ulmer, Stuttgart.
- Ramírez-Morillo, I. M, G. C. Fernández-Concha y F. Chi-May, 2004. Guía Ilustrado de las Bromeliáceas de la porción mexicana de la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México.
- Reitz, R. 1983. Bromeliaceas. E a malária-bromelia endemica. Flora Ilustrada Catarinense. Itajai-Santa Catalina.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Edición digital. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad. México, D. F.
- Shaw, D.S. y D.M. Bergstrom. 1997. A rapid assessment technique of vascular epiphyte diversity at forest and regional levels. *Selbyana* **18**: 195-199.
- Solano, C.E. 1990. Flora e Historia Fitogeográfica de las Selvas Medianas Subcaducifolias del Valle de Putla, Oaxaca. Colegio de Postgraduados. México.
- Stevenson, P. R. M. C. Castellanos y A. P. del, Medina. 1999. Elementos arbóreos de los bosques de un plano inundable en el Parque Nacional Natural Tinigua, Colombia. *Caldasia* **21**: 38-49.
- Sudgen A. M. y R. J. Robins 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian Cloud forest, I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* **11**:173-188.
- Sutton, S. L., T. C. Whitmore., A. C. Chadwich, (ed.) 1983. Tropical rain forest: ecology and management. British Ecological Society, Oxford.
- Ter Steege H. y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* **21**: 331-339.

- Uttley, J. F. 1994. Bromeliaceae. G. Davidse, M. Sousa S. y A. O. Chater (eds.). In: *Flora Mesoamericana* **6**: 89-156. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Villa G, D. M. 2007. Estudio etnobotánico de las bromelias epífitas en el municipio de Santa Catarina Ixtepeji en la sierra norte de Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca. Tesis de maestría. Oax.
- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**: 160-167.
- Zapfack L., S. Engwald. 2007. Biodiversity and spatial distribution of vascular epiphytes in two biotopes of the Cameroonian semi-deciduous rain forest. *Plant Ecology* **195**: 117-130.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zimmerman, J. K., e I. C. Olmsted. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* **24**: 402–407.
- Zotz, G. y J. L. Andrade, 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas, In: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. pp. 271. Libro Universitario Regional. Costa Rica.
- Zotz, G. y B. Vollrath. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* – correlations with tree size, tree age, and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 81-90.
- Zotz, G. 2013. “Hemiepiphyte”: a confusing term and its history. *Annals of Botany* **111**: 1015-1020.

Referencias electrónicas:

http://www.biodiversidad.gob.mx/biodiversidad/que_es.html CONABIO, “¿Qué es la biodiversidad? Fecha de consulta: 20 de junio de 2014.

http://www.conservation.org/where/priority_areas/hotspots/north_central_america/Pages/north_central_america.aspx. Conservation international. Fecha de consulta: 13 de enero de 2013.

http://www.conservation.org/where/priority_areas/hotspots/Pages/hotspots_main.aspx. Conservation International. Fecha de consulta: 13 de enero de 2013.

<http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/quees.html> 15 de enero de 2013.

http://es.wikipedia.org/wiki/Anexo:Municipios_de_Oaxaca 16 de enero de 2013.

www.tropicos.org 16 de enero de 2013.

APÉNDICE

Bromelias epífitas de una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla
Villa de Guerrero, Oaxaca.



Aechmea bracteata (Sw.) Griseb. var. *pacifica* Beutelsp. (ESC).



Catopsis nutans (Sw) Griseb. (JCGH).



Pitcairnia heterophylla (Lindl.) Beer var. *albiflora* Standl. & L.B.Sm. (FMFP).

A= hojas



Pitcairnia wendlandii Baker (ESC). Terrestre en el área de estudio y nuevo registro para Oaxaca.



Tillandsia caput-medusae E. Morren. (ESC).



T. schiedeana Steud. (ESC).



T. fasciculata Sw. (ESC).



T. pseudosetacea Ehlers & Rauh (ESC).



T. variabilis Schlttdl. (JCGH).



T. xerographica Rohweder (ESC).

ESC=Eloy Solano C.
FMFP=Fany Marlen Frasco P.
JCGH=Joan Cecilia Gutiérrez H.